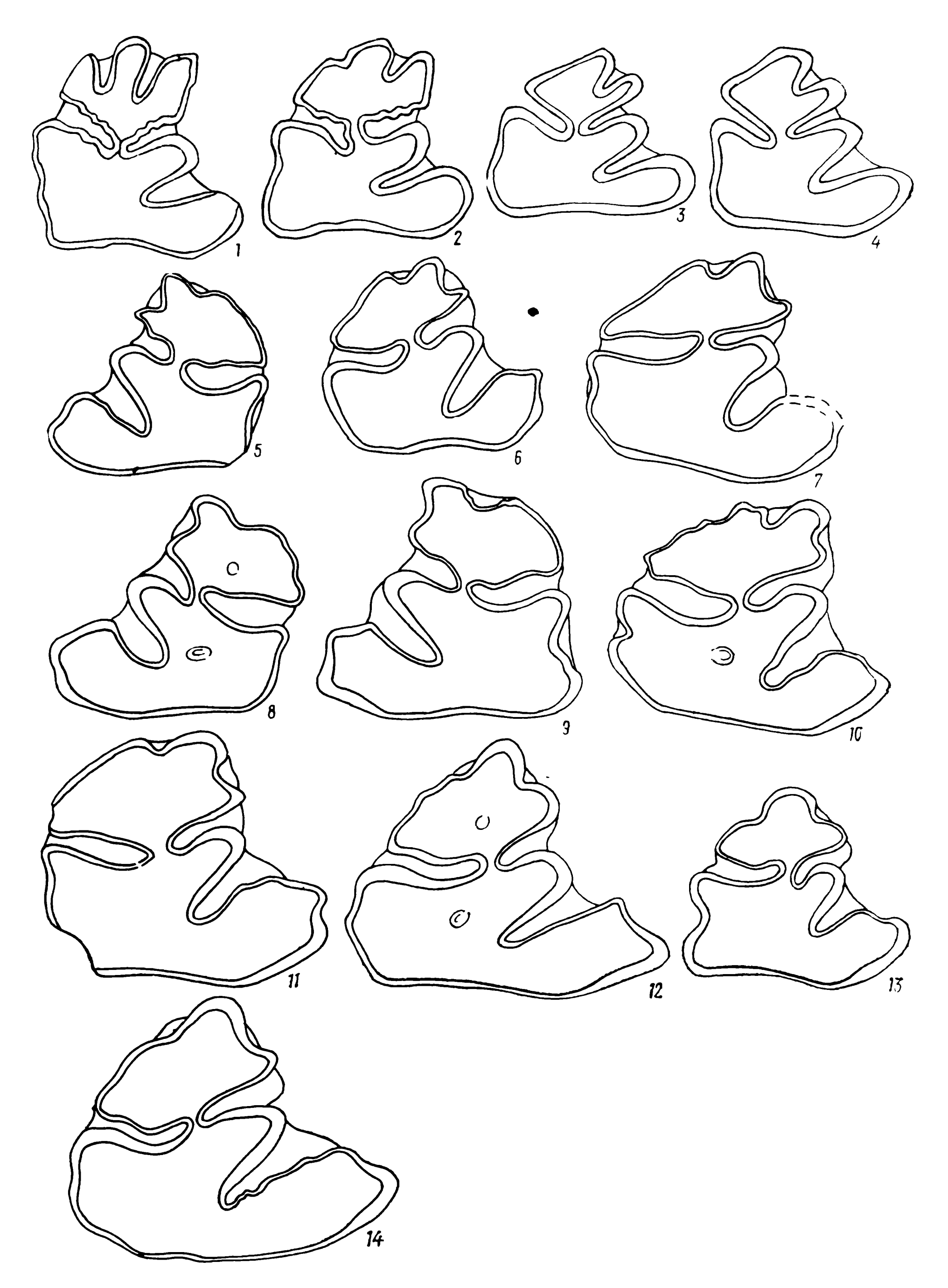
УДК 569.325.2(477.74)

В. А. Топачевский, А. Ф. Скорик

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ КРУПНЫХ ПИЩУХ РОДА *OCHOTONOIDES* TEIL. DE CHARDIN ET YOUNG (LAGOMORPHA, LAGOMYIDAE) И ОЧЕРК ИСТОРИИ LAGOMYIDAE В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Ископаемые пищухи, или сеноставки (Lagomyidae), Европейской части СССР представляют собой едва ли не одну из наименее исследованных групп мелких млекопитающих. Во всяком случае, степень их изученности в настоящее время далеко не соответствует громадному объему палеонтологического материала по этому семейству зайцеобразных, накопленному за последние два десятилетия в хранилищах соответствующих учреждений страны, в первую очередь в фондовых коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии АН УССР. Между тем сеноставки являются одним из основных элементов фона мелких млекопитающих в составе всех известных неогеновых териофаун юга Европейской части СССР, начиная, по крайней мере, с мэотиса до среднего плиоцена включительно. В отдельных случаях (средний плиоцен Кучургана, низы молдавского руссильона) сеноставки количественно (значительно) преобладают в сопоставлении с Leporidae и наиболее массовыми представителями отдельных семейств грызунов (Rodentia). Достаточно представительно в количественном отношении семейство Lagomyidae и в отложениях виллафранкского (хапровского) времени в пределах указанного выше региона. Следует также отметить, что на протяжении мэотиса — позднего плиоцена значительно изменяется и качественный состав Lagomyidae. В этом плане многообразие родовых группировок и видового состава пищух позднего неогена юга Европейской части СССР, четкая их сменяемость и преемственность во времени позволяют считать данную группу зайцеобразных весьма перспективной для биостратиграфии соответствующих континентальных осадочных толщ этого района, их корреляции с таковыми отдаленных территорий, а также для палеогеографии.

Среди значительного многообразия форм Lagomyidae позднего неогена юга Европейской части СССР особый интерес вызывает вымершая группа крупных сеноставок, широко распространенных в Европе и Азии в отрезке времени мэотис — виллафранк включительно. До недавнего времени она объединяла роды *Ochotonoides* Teil. de Chard. et Young и *Proochotona* Chom. (Хоменко, 1914; Teilhard de Chardin et Young, 1931, Аргиропуло, Пидопличко, 1939; Kretzoi, 1941; Гуреев, 1964), а в последние годы к ним добавился *Prolagomys* Erbajeva (Базаров, Ербаева, Резанов, 1976). Роды *Ochotonoides* и *Prolagomys,* вероятно, образуют довольно монолитную филитическую ветвь сложнозубых сеноставок, четко отличающуюся от близко родственных *Proochotona* значительно выраженной тенденцией к усложнению передней петли P_3 за счет сильно развитых дополнительных одной—двух входящих складок (рисунок, *1—4*), как правило, отсутствующих у *Proochotona.* Здесь уместно подчеркнуть, что строение P_3 в сущности является пока единственным надежным критерием для родовой диагно-



P_3 с жевательной поверхности:
1—2 — Ochotonoides complicidens Boule et Teilh.; *3—4 — Prolagomys sibiricus* Erbajeva (Ербаева, 1976, поздний плиоцен); *5—11 — Ochotonoides kujalnikensis* Topačevski et Scorik sp. n. (жеваховогорский разрез, виллафранк); *12—14 — Ochtonoides danubicus* Topačevski et Scorik sp. n. (Котловина, виллафранк).

стики сеноставок этой группы, поскольку все ее представители сходны по размерам, почти не охарактеризованы краниологически, а намечающиеся различия в некоторых пропорциях нижней челюсти требуют дополни-

тельных подтверждений на более обильном материале. В этом плане, несомненно, требует переопределения весь материал по крупным неогеновым сеноставкам юга Европейской части СССР. Последнее тем более очевидно, поскольку до настоящего времени, судя по основополагающим работам по данному вопросу (Хоменко, 1914; Аргиропуло, Пидопличко, 1939; Гуреев, 1964), крупных восточноевропейских Lagomyidae рассматривали в составе рода *Proochotona,* полагая, что Ochotonoides является эндемиком Азии (Монголия, Северный Китай). К тому же в составе ископаемых азиатских сложнозубых сеноставок не был выделен род *Prolagomys.* Однако сравнительно недавно М. Кретцой (Kretzoi, 1959) установил наличие *Ochotonoides* в составе фауны Чарнотана в Венгрии. Это позволило прогнозировать возможность находок представителей указанной группы Lagomyidae в отложениях верхнего миоцена и всего плиоцена юга УССР, тем более, что М. Кретцой подчеркнул сходство венгерского *O. csarnotanus* Kretzoi с некоторыми экземплярами крупных сеноставок из среднего плиоцена одесских катакомб, ранее отнесенных А. И. Аргиропуло и И. Г. Пидопличко (1939) как к *P. eximia* Chom., так и к *P. gigas* Arg. et Pidopl. Кроме того, ареал *Ochotonoides* так же, как и *Prolagomys* в Азии, значительно расширен за счет новых находок в Заилийском Алатау (Лычов, Савинов, 1974) и в Забайкалье (Базаров, Ербаева, Резанов, 1976). Детальное ознакомление со всеми имеющимися в фондовых коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии АН УССР материалами по крупным сеноставкам юга Украины, собранным преимущественно в пределах одесского Причерноморья за последние 20 лет при непосредственном участии авторов по всей толще континентального мэотиса, в отложениях балтской свиты, по всей мощности континентальных образований среднего (астий) и позднего (виллафранкский и гюнцский ярусы) плиоцена, позволило прийти к следующим заключениям:

1. Род *Proochotona* в пределах юга Европейской части СССР распространен в весьма широком интервале времени, начиная с мэотиса до астия включительно. Его наиболее древний представитель — средняя по размерам *P. eximia* характеризуется наиболее упрощенным строением P_3, специфична для всего мэотиса, составляя здесь вместе с *Prolagus* Pomel. постоянный элемент лагоморфного фона. Достоверные остатки этого вида, либо по крайней мере очень близкой к нему формы, известны также из верхов балтской свиты (местонахождение Фрунзовка II, одноименного района Одесской обл.) — проблематичных аналогов континентального понта и из наиболее древних послепонтических образований — песков и гравелитов, вскрывающихся по правому берегу Каховского водохранилища вблизи с. Каменского Запорожской обл. (Топачевский, 1962). В обоих случаях им также сопутствуют *Prolagus,* а в пределах фрунзовского местонахождения — *Ochotonoides.* Наличие этого вида в составе собственно кучурганской фауны, микротериокомплексов молдавского руссильона и одесских катакомб требует дополнительного подтверждения.

2. В послекучурганскую фазу среднего плиоцена (астия) сеноставки рода *Proochotona* в пределах юга УССР представлены очень крупной *P. gigas.* Достоверные остатки этого вида пока известны из одесских катакомб, где из числа крупных пищух ему сопутствуют *Ochotonoides* в равном количественном отношении. Наличие *P. gigas* можно, по-видимому, также прогнозировать для молдавского и в какой-то мере для хапровского фаунистических комплексов. Однако все имеющиеся в коллекциях отдела очень крупные P_3 и нижние челюсти, сохранившие этот зуб, из местонахождений молдавского астия и виллафранка юга Евро-

пейской части СССР оказались принадлежащими исключительно *Ochotonoides*.

Для *P. gigas*, по всей вероятности, свойственна тенденция к усложнению переднего сегмента P_3 за счет слабого или в большинстве случаев умеренного развития добавочной наружной складки. Последнее в какой-то мере сближает указанный вид с представителями рода *Prolagomys*.

3. Кучурганская фаза среднего плиоцена юга Европейской части СССР, по-видимому, представляет собой узловой момент в качественных изменениях лагоморфного фона в составе поздненеогеновых микротериофаун, поскольку *Prolagus*, доминировавших в мэотисе, континентальных аналогах понта и наиболее древних послепонтических образованиях, сменяют представители рода *Ochotona* L i n k.

4. Группа крупных сеноставок в пределах рассматриваемого региона не представлена в отложениях моложе виллафранка, причем в последнем случае доминантная роль принадлежит сложнозубым пищухам рода *Ochotonoides*.

5. Сеноставки с типом строения P_3, свойственным *Prolagomys*, в пределах юга Европейской части СССР пока не найдены.

Таким образом, ранее не известная в Восточной Европе группа сложнозубых крупных пищух рода *Ochotonoides* оказалась широко представленной здесь в отрезке времени от завершающей фазы понта (верхний отдел балтской свиты) до первой половины позднего плиоцена (виллафранка) включительно. Первое появление представителей этого рода в Восточной Европе, вероятнее всего, приурочено к завершающей фазе регрессии понтического бассейна и является неотъемлемой составной частью очередного бурного прохореза сюда азиатских элементов фауны наземных позвоночных. Аналогичная закономерность наблюдается также у грызунов, поскольку время появления *Ochotonoides* в пределах указанного региона совпадает с таковым наиболее древних полевковых трибы Microtini (род *Ischymomys* Z a z i g i n) и тушканчиков Dipodidae (Топачевский, 1971), также известным благодаря новым, еще в полной мере не опубликованным, находкам из верхних отделов балтской свиты в долине реки Кучурган.

Следовательно, говоря о происхождении фауны Lagomyidae юга Европейской части СССР, мы вправе констатировать резкое ее качественное изменение, начавшееся в конце раннего плиоцена и достигшее максимума в кучурганскую фазу астия, которое нашло выражение в замене пролагусного фона, свойственного всему мэотису, завершающей континентальной фазе понта и наиболее ранним послепонтическим образованиям, фоном *Ochotona*. В зоогеографическом плане последнее фактически отражает смену средиземноморского автохтонного элемента (род *Prolagus* является непреложным элементом мио-плиоценовых фаун Южной Европы, доживая в составе изолированной островной фауны Сардинии до плейстоцена включительно) мигрантами из Азии. Первое появление *Ochotonoides* в пределах юга Европейской части СССР в комплексе с тушканчиками Dipodidae и полевками трибы Microtini в какой-то мере отражает начальный этап этих преобразований.

Завершая общий обзор истории Lagomyidae вообще и рода *Ochotonoides* в частности в пределах юга Европейской части СССР, своевременность которого представляется авторам вполне назревшей, мы вправе подчеркнуть, что полный систематический анализ и ревизия системы крупных сеноставок на уровне родов не является задачей настоящего исследования. Это еще предстоит сделать по мере дальнейшего углубленного изучения всех новейших материалов по данному вопросу. На

сегодняшний день в полном объеме завершена лишь морфо-систематическая обработка коллекции *Ochotonoides* из отложений виллафранкского яруса юга УССР. Поэтому мы позволим себе ограничиться лишь описанием новых таксонов видового ранга в объеме изученного материала из котловинского и жеваховогорского местонахождений, справедливо полагая, что круг новых видов может быть значительно расширен за счет глубокого изучения более древних представителей рода.

Отряд Lagomorpha Brandt, 1855

СЕМЕЙСТВО LAGOMYIDAE LILLJEBORG, 1866

ПОДСЕМЕЙСТВО LAGOMYINAE LILLJEBORG, 1866

РОД *OCHOTONOIDES* TEILHERD DE CHARDIN ET YOUNG, 1931

Ochotonoides kujalnikensis Topačevski et Scorik sp. n.

Голотип. Изолированный P_3 dex., гол.— № 1 (рисунок, *10*), виллафранкский ярус жеваховогорского разреза (обнажения правого берега Куяльницкого лимана в пределах г. Одессы на территории одноименного курорта), нижний слой (собственно куяльник); хранится в фондовых коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зологии АН УССР. Видовое название дано по месту находки — куяльницкие отложения.

Диагноз. Размеры в среднем более мелкие, чем у азиатских представителей рода: альвеолярная длина P_3—M_3 10,6 мм; длина P_3 1,6—1,9—2,3 мм (n=13) против 11,2; 11,6; 12,3 мм и 2,4; 2,5; 2,5; 2,8 мм соответственно у забайкальских и китайских *O. complicidens* Teil. de Chard. et Young. Свойственные *Ochotonoides* две дополнительные входящие складки на переднем сегменте P_3 неглубокие, сближенные между собой, вследствие чего специфичная для всех известных до сих пор представителей этого рода форма переднего сегмента данного зуба в виде трилистника в какой-то мере теряется, поскольку последний приобретает резко асимметричные очертания: средняя и наружная лопасти трилистника невелики, внутренняя — мощная, вытянутая в поперечном направлении (рисунок, *5—11*).

Дополнительное описание. Горизонтальная ветвь нижней челюсти толстая и высокая: индексы ее толщины на уровне P_4 и M_2 и высоты там же (измерялась по внутреннему краю) соответственно равны 50,9; 48,1 и 90,6; 87,7%. Гофрировка эмали во входящих петлях P_3 почти не выражена. Следы гофрированности можно наблюдать у отдельных экземпляров на передне-наружной стенке внутренней лопасти трилистника (рисунок, *8*, *10*). Эмаль слабо дифференцирована по толщине. В отдельных случаях наблюдается наличие следов марок на переднем и заднем сегментах (рисунок, *8*, *10*). Степень развития добавочной входящей внутренней складки на заднем сегменте P_3 варьирует. Все без исключения входящие складки заполнены хорошо развитым цементом. Зуб относительно широк в области переднего и заднего сегментов: отношение ширины жевательной поверхности на указанных уровнях к ее длине соответственно равно 55,0—70,2—78,9 и 100,0—111,9—122,0% (n=13). Передняя петля (сегмент) укороченная: ее длина, как правило, меньше половины общей длины жевательной поверхности зуба (38,8—45,4—50,0).

4 7—2196

Измерения (мм). Альвеолярная длина P_3—M_3 — 10,6; толщина горизонтальной ветви нижней челюсти у P_4 — 5,4; то же у M_2 — 5,1; высота челюсти у P_4 — 9,6; то же у M_2 — 9,3; длина передней петли P_3 — 0,80—0,95—1,25 (n=13); ширина передней петли — 1,10—1,45—1,70 (n=13); то же заднего сегмента P_3 — 1,80—2,25—2,80 (n=13).

Сравнение. От типичных азиатских *O. complicidens* четко отличается следующими признаками:

1. Меньшими абсолютными размерами.

2. Более слабым развитием дополнительных входящих складок на передней петле P_3 (рисунок, *1*, *2*, *5—11*).

3. Резко выраженной асимметрией трилистника P_3, что предопределено слабым развитием и смещением наружу средней его лопасти и гипертрофией внутренней лопасти последнего. У *O. complicidens* средняя лопасть трилистника смещена внутрь и по своим размерам приблизительно равна внутренней, а в отдельных случаях даже превосходит последнюю (рисунок, *1*, *2*).

4. Отсутствием четко выраженной гофрировки эмали во входящих петлях.

5. Более короткой и расширенной передней петлей P_3. У *O complicidens* длина переднего сегмента, судя по рисункам, в большинстве случаев превышает половину общей длины зуба.

6. В среднем более широким P_3 в области заднего сегмента: 100,0—111,9—122,0 (n=13) против 100,0; 100,0; 104,0 у *O. complicidens*.

7. Более массивной и высокой горизонтальной ветвью нижней челюсти.

Сравнение нового вида с венгерским *O. csarnotanus* крайне затруднено, поскольку последний в сущности является nomen nudum. Однако М. А. Ербаевой удалось ознакомиться с оригиналом и дать схему строения жевательной поверхности P_3 этого вида (Базаров, Ербаева, Резанов, 1976). По ее схеме можно заключить, что общий принцип строения трилистника *O. csarnotanus* сходен с таковым у *O. complicidens* и существенно отличается от *O. kujalnikensis* sp. n.

Замечания. Приведенные в предыдущих разделах признаки, позволяющие отличать *O. kujalnikensis* от азиатского *O. complicidens*, по-видимому, не превышают уровня видовых. Выделение на этом основании таксонов надвидового ранга представляется преждевременным. Последнее тем более очевидно, поскольку венгерский *O. csarnotanus* в полной мере сохраняет общий план строения жевательной поверхности P_3, свойственной *O. complicidens*. Поэтому нет оснований полагать, что указанные отличия отражают групповую специфику европейских видов рода.

Дополнительный материал. Обломки горизонтальной ветви нижней челюсти — 3 экз.; изолированные P_3 — 14 экз. В массовом количестве представлены также изолированные верхние и нижние премоляры и моляры, мало пригодные для точной их диагностики. Происходят из тех же отложений, что и голотип.

Геологическое и географическое распространение. Виллафранк, по-видимому древний, одесского Причерноморья; нижняя часть разновозрастной аллювиальной толщи жеваховогорского разреза (собственно куяльник). Остатки *O. kujalnikensis* происходят преимущественно из линзы зеленоватого суглинка, насыщенной костями наземных позвоночных и раковинами пресноводных моллюсков, залегающей в основании собственно куяльницкой толщи руслового аллювия. Фон мелких млекопитающих представлен почти исключительно полевками *Villanyia petenyii* Meh.

Ochotonoides danubicus Topačevski et Scorik sp. n.

Голотип. Изолированный P_3 dex. гол.— № 2 (рисунок, *13*); поздний виллафранк котловинского разреза (обнажения западного берега озера Ялпуг у северной окраины с. Котловины); хранится в фондовых коллекциях отдела палеозоологии и палеонтологического музея Института зоологии АН УССР. Видовое название дано в привязке к реке Дунай.

Диагноз. Размеры сходные с таковыми у предыдущего вида: длина P_3 1,80; 2,25; 2,50 мм. Внутренняя входящая складка трилистника недоразвита (рисунок, *12—14*), проявляет тенденцию к смещению в сторону внутреннего края трилистника, благодаря чему последний приобретает более симметричные очертания, чем у *O. kujalnikensis*. Различия в размерах средней и внутренней лопасти трилистника выражены в меньшей мере, чем у предыдущего вида.

Дополнительное описание. По общей конфигурации трущей поверхности P_3 и степени развития цемента во входящих складках сходный с *O. kujalnikensis*. Зуб расширенный на уровнях заднего отдела передней петли и заднего сегмента (60,0; 61,1; 64,4 и 108,3; 116,0; 126,7), хотя передняя петля в среднем может оказаться ýже, чем у предыдущего вида. Длина последней, как правило, меньше половины длины жевательной поверхности, либо примерно равна таковой (41,7; 48,0; 51,1).

Сравнение. От *O. kujalnikensis* отличается слабее развитой внутренней входящей складкой трилистника P_3, более выраженной симметрией последнего, что обусловлено меньшей диспропорцией в размерах средней и внутренней лопасти трилистника.

Замечания. Отмеченные в разделе диагноза признаки, несомненно, отражают групповую специфику и представляются нам достаточными для выделения самостоятельного вида. *O. danubicus*, по-видимому, является последним по времени своего существования представителем рода в Восточной Европе.

Дополнительный материал. Кроме голотипа имеется 2 изолированные P_3 из котловинского местонахождения.

Геологическое и географическое распространение. Завершающая фаза виллафранка юго-запада Одесской обл.; древняя аллювиальная толща, обнажающаяся на северной окраине с. Котловина (западный берег озера Ялпуг). Микротериологический фон представлен наиболее поздней аллохронной популяцией *Villanyia petenyii* и *Pliomys*.

ЛИТЕРАТУРА

Аргиропуло А. И., Пидопличко И. Г. Представители Ochotonidae (Duplicidentata, Mammalia) в плиоцене СССР.— ДАН СССР, 1939, 25, № 7, с. 723—728.

Базаров Д. Б., Ербаева М. А., Резанов Н. И. Геология и фауна опорных разрезов антропогена Западного Забайкалья, М., «Наука», 1976, с. 61—70.

Гуреев А. А. Фауна СССР. Млекопитающие. Зайцеобразные (Lagomorpha), М.—Л., 1964, 3, вып. 10, с. 209—226.

Лычев Г. Ф., Савинов П. Ф. Позднеплиоценовые зайцеобразные и грызуны Киикбая. В кн.: Фауна и флора из мезокайнозоя Южного Казахстана. Алма-Ата, 1974, с. 39—43.

Топачевський В. О. До питання про геологічний вік давніх алювіальних відкладів північної ділянки нижнього Дніпра.— Геол. журн. 1962, 22, вип. 1, с. 106—109.

Топачевський В. О. Pseudoalactaga minuta gen. et sp. nov.— своєрідний п'ятипалий тушканчик (Rodentia, Dipodidae) із пізнього пліоцену півдня України.— Доп. АН УРСР, сер. Б, 1971, № 2, с. 175—177.

Хоменко И. П. Мэотическая фауна с. Тараклии, Бендерского уезда.— Труды Бессарабс. общества естественоисп. и любит. естествозн., Одесса, 1914, т. V, с. 1—55.

Kretzoi M. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög.— Annales Musei nationalis Hungarici, 1941, Bd. XXXIV, S. 105—112.
Kretzoi M. Insectivoren, Nagetiere und Lagomorphen der jungstpliozänen Fauna von Csarnota im Villanyer Gebirge (Südungarn). Vertebrata Hungarica, 1959, T. 1, Fasc. 2, S. 237—246.
Teihard de Chardin P. et Young C. C. Fossil Mammals from the late cenozoic of northern China.— Palaeontoligica Sinica, 1931, N.S.C., vol. 9, N 1, S. 29—31.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
24.II 1977 г.

V. A. Topachevskij, A. F. Skorik

THE FIRST FINDINGS OF BIG *OCHOTONOIDES COMPLICIDENS* TEIL. DE CHARD. ET YOUNG (LAGOMORPHA, LAGOMYIDAE) AND THE REVIEW OF THE LAGOMYIDAE HISTORY IN EASTERN EUROPE

Summary

The article deals with a brief review of history of the Late Neogene Lagomyidae in the South of the USSR European section based on the materials collected for two recent decades. Main stages of the qualitative changes in the Lagomyidae fauna are shown within a period of time from Meotis to Villafrank included. It is noted that the Kuchurgan (ancient) phase of Astian in the USSR European section is a focal point of such changes, namely, replacement of an autochthonous (Mediterranean in origin), prolagus background by migrants from Asia (*Ochtona* genus). Findings of representatives from the Asian genus of *Ochotonoides* are mentioned for the first time within the South of the USSR European section. It is shown that the first appearance of *Ochotonoides* within the mentioned region coincides with appearance of the most ancient representatives of voles from the Microtini tribe and jerboa (Dipodidae) falling on the completing regressive phase of Pontian. Two new species of *Ochotonoides* from the Upper Pliocene (Villafrank) deposits in the south-western part of the Black Sea in the Ukrainian SSR are described. *O. kujalnikensis* sp. nov. differs from *O. complicidens* Teil de Chard. et Young and *O. csarnotanus* Kretzoi in a weaker development of entrant folds of the trefoil P_3, its clearly pronounced asymmetry, due to the nearness of entrant folds of the latter; the middle and outer lobes are small, the interior one is mighty, protruded in transversal direction. It is confined to deposits of the Ancient Villafrank of the Odessa Black Sea area.

O. danubicus sp. nov. differs from the previous species in a weaker development of the internal entrant fold of the trefoil P_3, less pronounced disproportion in dimensions of interior and middle lobes of the trefoil.

It is confined to Late Villafrank in the south-western part of the Black Sea area of the Ukrainian SSR (basin).

Institute of Zoology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR